Vestnik zoologii, **37**(6): 65—71, 2003

УДК 591.4+575.4:598.2

МОРФОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ФІЛОГЕНІЇ HESPERORNITHIDAE (ORNITHURAE, AVES)

І. О. Богданович

Інститут зоології НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ-30, ГСП, 01601 Україна

Одержано 15 травня 2003

Морфологические аспекты филогении Hesperornithidae (Ornithurae, Aves). Богданович И. А. — Рассмотрены особенности строения скелета аппарата наземной локомоции гесперорнисов, гагар, поганок и некоторых других рецентных водоплавающих. На основании сравнительного и функционального анализа сделан вывод о том, что гесперорнисы являются самостоятельной высокоспециализированной филогенетической ветвью, а не составляют единую монофилетическую группу с гагарами и поганками, как утверждалось ранее.

Ключевые слова: морфология скелета, гесперорнисы, филогения.

Morphologic Aspect of Phylogeny of Hesperornithidae (Ornithurae, Aves). Bogdanovich I. A. — Skeletal features of Hesperornithidae pelvis and pelvic limbs were studied in compare with that of waterfowl recent species. Comparative and functional analysis show that Hesperornithidae do not compose one whole monophyletic group with loons and grebes as confirmed before but consist an independent phyletic branch.

Key words: skeletal morphology, hesperornithes, phylogeny.

Вступ

Орнітофауна Крейдяного періоду в межах підкласу справжніх птахів (Ornithurae) представлена двома інфракласами — Ichthyornites та Odonthornites (Курочкин, 1993). Обидва включають в себе по одному ряду (відповідно Ichthyornithiformes і Hesperornithiformes), які не пов'язані родинно, але тісно пов'язані з водою. Незважаючи на те що іхтіорніси та гесперорніси одного філогенетичного віку, в морфологічному плані вони пройшли істотно різний шлях перетворень. Маючи сформований пояс грудної кінцівки — крила та високий киль грудини, іхтіорніси можуть вважатися більш генералізованими, оскільки загальноприйнятою є точка зору про вторинність втрати гесперорнісами здатності до польоту і редукції крила (Marsh, 1880; Дементьев, 1964; Курочкин, 1993 та ін.).

Гесперорнісам притаманна значно вища спеціалізація, зокрема апарату наземної локомоції, яка у порівнянні з рецентними видами визначена як спеціалізація до пірнання. Нами проаналізовано в основному матеріал з роду *Hesperornis* як типових представників найбільш спеціалізованих гесперорнісоподібних, скелет яких досить детально описано та проілюстровано в літературі (Marsh, 1880; Martin, 1976; Cracraft, 1982; Несов, Приземлин, 1991; Курочкин, 1993; Несов, Ярков, 1993; Kurochkin, 1995). Для гесперорнітід вказано комплекс примітивних та просунутих ознак, комбінація яких зумовлює статус цього таксона як ряду. Примітивними (в межах апарату наземної локомоції) різні автори вважають ті самі ознаки: незрощення трьох кісток постацетабулярного відділу таза, відсутність надсухожилкового містка на тібіотарзусі, відсутність гіпотарзусу (Несов, Приземлин, 1991; Курочкин, 1993). Відносно просунутих (апоморфних) ознак є деякі розбіжності. В одному випадку такими вважаються видовженість кісток таза, видовженість та звуженість крижа, відсутність або слабкий розвиток пневматизації кісток (Несов, Приземлин, 1991); в іншому — велика колінна чашечка, сплощена форма цівки, консолідація тарзалій з метатарзаліями з формуванням тарзометатарзусу, сітчастий малюнок компакти довгих кісток як у неогнатичних птахів (Houde, 1987; Курочкин, 1993; Kurochkin, 1995). Зрозуміло, що в першому випадку виділено ознаки, які є просунутими щодо спеціалізації гесперорнісів у водній локомоції, а в другому — вони доповнюються рисами більш загального рівня. Наприклад, консолідацію кісток в єдиний тарзометатарзус навряд чи можна пов'язати із вказаною адаптацією. Таке злиття відзначається в еволюції у двох лініях: у біпедальних динозаврів (Osborn, 1916; Romer, 1956; Рождественский, 1964; Coomds, 1978) та у птахів. Основною стратегією цього морфогенезу вважається досягнення мінімальної маси (для зменшення моменту інерції) та максимальної міцності дистального елемента кінцівки (Alexander, 1983), що особливо важливо при наземній локомоції. Отже, в еволюції гесперорнісів глибокій спеціалізації до пірнання, напевне, передував цілком «наземний» період, протягом якого сформувався, зокрема, вказаний елемент. Таким чином, перехід птахів цієї групи до водного способу життя відбувався з не зовсім примітивного рівня, як вважається (Несов, Ярков, 1993).

Щодо головних тенденцій морфогенезу, то вони є досить загальними і для крейдяних гесперорнісів, і для сучасних пірнаючих птахів. Саме подібність перших насамперед з гагарами (Gaviiformes) та поганками (Podicipediformes) і слугувала ключем для визначення їх спеціалізації як пірнаючих. Насамперед, мова йде про форму таза, а саме про його відносне видовження і звуження (табл. 1,

рис. 1) у птахів, адаптованих до пересування у воді, і більш за все — у пірнаючих форм (Miller, 1937; Курочкин, 1971; Raikow, 1970). Як вказано вище, скелетні ознаки гесперорнітід описано та проілюстровано у ряді робіт, але найбільш систематично їх викладено і проаналізовано кладистично в роботі Дж. Кракрафта (Cracraft, 1982). Указаний автор обговорює комплекс остеологічних ознак, подібність за якими доводить, на його думку, філогенетичну єдність Hesperornithiformes, Gaviiformes і Podicipediformes. Указані ряди, таким чином, складають монофілетичну групу — надряд Gaviimorphae.

Ряд авторів висловлюється на користь такої оцінки зазначеної подібності (Huxley, 1867; Garrod, 1873; Furbringer, 1888; Shufeldt, 1903); інші — на користь конвергентного її характеру (Stolpe, 1935; Mayr, Amadon, 1951; Storer, 1960; Brodcorb, 1971). На відміну від кладистичного методу ми спробували проаналізувати виділені Дж. Кракрафтом головні ознаки скелету (автор називає їх унікальними серед класу Птахів, тобто характерними лише для Gaviomorphae) з функціональної точки зору з переважною увагою на розбіжності морфологічних рішень серед представників вивчених таксонів.

У статті проаналізовано описовий та ілюстративний матеріал з відповідних літературних джерел, а також свій порівняльний матеріал від представників Gruiformes та Pelecaniformes (табл. 1).

Результати та обговорення

Звуженість та видовженість таза. Дійсно, таз наведених в роботі представників гесперорнісів, гагар та поганок видовжений та суттєво звужений у порівнянні з більшістю сучасних птахів (табл. 1; рис. 1, 2). Функціональна (або навіть чисто механічна) зумовленість такої звуженості добре відома як результуюча зближення головок стегон (наближення їх до осі тіла), що значно підвищує ефективність пересування у воді, та зменшує площу поперекового розрізу тіла (Miller, 1937; Курочкин, 1971 та ін.). Подібне до представників Gaviomorphae звуження таза характерне, наприклад, для деяких ниркових качок (*Biziura*) або баклана (*Phalacrocorax*) (табл. 1; рис. 2). Більш цікавою, на нашу думку, є форма таза з урахуванням його каудального відділу. У гесперорніса в каудальному напрямку таз розширюється незначно (до того ж він знову звужується в найбільш каудальному відділі), тоді як у гагар і поганок це розширення досить істотне (рис. 1). Підкреслимо, що мова йде про відстань між вентральними краями ossa pubes, яка саме визначає розміри і форму каудовентрального відділу таза і тіла в цілому. Відомо, що таке розширення характерне для водоплавних птахів, оскільки воно разом з силою маси тіла складає пару сил, що при знаходженні у воді в

Таблиця 1. Морфометричні індекси таза вивчених птахів (% від довжини таза) *

Table 1. Pelvic indexes of birds studied (% of pelvic lenth)

Ряд, вид	L_{pr}	L_{post}	B_{cr}	B_{at}	B_v
Hesperornithiformes					
Hesperornis regalis [1]	30,3	69,7	22,1	14,8	21,6
Gaviiformes					
Gavia immer [1]	33,3	66,7	23,3	14,2	37,5
Gavia adamsi [2]	36,0	64,0	–	–	40,0
Podicipediformes					
Podilymbus podiceps [1]	36,9	63,1	24,6	21,3	37,4
Aechmophorous occidentalis [2]	37,0	63,0	–	–	–
Anseriformes					
Anas platyrhynchos [3]	42,5	57,5	23,5	32,0	56,0
Biziura lobata [2]	32,0	68,0	21,5	14,5	47,5
Gruiformes					
Fulica atra [3] (n = 4)	48,0 ± 2,3	52,0 ± 2,9	22,5 ± 3,2	32,3 ± 2,6	36,0 ± 3,1
Rallus aquaticus [3] (n = 3)	66,1 ± 2,1	33,9 ± 3,1	24,8 ± 1,3	51,0 ± 4,0	41,0 ± 2,7
Crex crex [3] (n = 3)	61,2 ± 1,4	38,8 ± 3,8	24,3 ± 2,1	47,1 ± 1,8	36,0 ± 2,1
Pelecaniformes					
Phalacrocorax carbo [3] (n = 1)	36,6	63,4	30,3	29,6	30,3

* В таблиці наведено середні показники: 1 — за даними Дж. Кракрафта (Cracraft, 1982); 2 — за даними Р. Райкова (Raikow, 1970); 3 — наші дані.

Умовні позначення: L_{pr} — довжина преацетабулярного відділу таза; L_{post} — довжина постацетабулярного відділу таза; B_{cr} — найбільша ширина таза в краніальному відділі; B_{at} — ширина таза між антитрохантерами; B_v — найбільша ширина таза у вентральному відділі (між лобковими кістками).

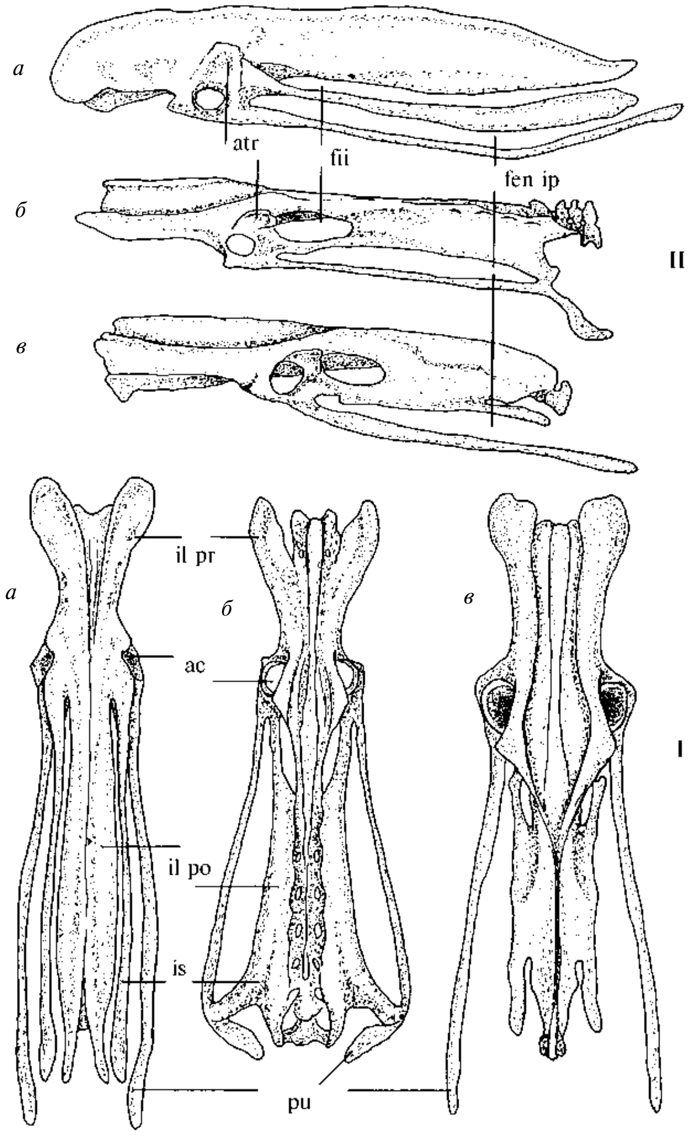


Рис. 1. Таз. I — дорсально, II — латерально: *а — Hesperornis regalis*; *б — Gavia immer*; *в — Podilymbus podiceps* (по Cracraft, 1982) (il pr — ilium preacetabularis; il po — ilium postacetabularis; ac — acetabulum; is — ischium; pu — pubis; fii — foramen ilio-ischiadicum; fen ip — fenestra ischio-pubica).

Fig. 1. Pelvis. I — dorsal view, II — lateral view: *а — Hesperornis regalis*; *б — Gavia immer*; *в — Podilymbus podiceps* (after Cracraft, 1982) (il pr — ilium preacetabularis; il po — ilium postacetabularis; ac — acetabulum; is — ischium; pu — pubis fii — foramen ilio-ischiadicum; fen ip — fenestra ischio-pubica).

кожний момент повертають його в нормальне положення (Stolpe, 1932). Тобто, утримання рівноваги на воді при розширеному тулубі (що зумовлене, зокрема, формою таза) не потребує активних рухів (Leo, 1959). Детальний аналіз будови та локомоції водних птахів доводить, що до пірнання як досить глибокої спеціалізації вони переходять з води ж, а саме через стадію плавання на її поверхні (Курочкин, 1971). Досить переконливою моделлю цього процесу є ряд морфологічних перетворень, супроводжуючих поглиблення адаптації до пірнання в межах родини Anatidae — від *Anas* до *Biziura* (рис. 2). Зокрема, тут має місце звуження таза в ацетабулярному відділі із збереженням його розширення каудовентрально. Значно більша подібність загальної форми таза *Gavia* і особливо *Podilymbus* з такою *Biziura*, ніж *Hesperornis*, можливо, свідчить про те що його форму-

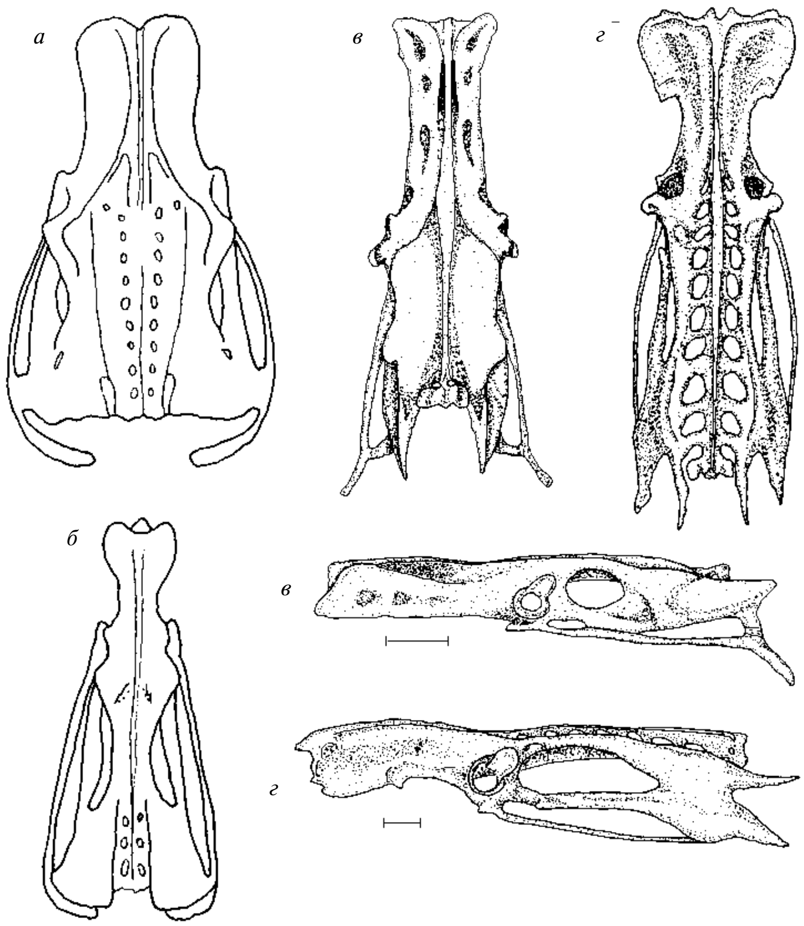


Рис. 2. Таз: *а — Anas*; *б — Biziura* (по Raikow, 1970); *в, д — Fulica atra*; *г, е — Phalacrocorax carbo.*

Fig. 2. Pelvis: *а — Anas*; *б — Biziura* (after Raikow, 1970); *в, д — Fulica atra*; *г, е — Phalacrocorax carbo.*

вання проходило через стадію плавання на поверхні води у перших трьох представників на відміну від останнього. Певним підтвердженням наведеного припущення може бути наступний приклад. Пристосування лиски (*Fulica atra*) до переважно водного (плаваючого) способу життя з добре вираженою здатністю до пірнання зумовило не тільки видовження типово короткого для пастушків таза, але й зміну його форми. Останнє стосується саме розширення його в каудовентральному відділі (рис. 2), хоча за рахунок видовження він залишився відносно вузьким (табл. 1). У той же час каудовентральне розширення таза значно менш виражене у переважно пірнаючого баклана (*Phalacrocorax carbo*), що зближує його з *Hesperornis regalis* (табл. 1; рис. 1, 2).

Переважна довжина постацетабулярного відділу ilium (і всього таза) у порівнянні з преацетабулярним. Ця особливість пропорції таза тісно пов'язана з попередньою, тобто з загальним його видовженням, яке відбувається саме за рахунок постацетабулярного відділу. Функціональний сенс цього морфогенезу також добре відомий і полягає у переміщенні центра маси тіла плаваючих птахів каудально у зв'язку з розташуванням кінцівок при плаванні та пірнанні за умови формування м'язів з довгими волокнами (Raikow, 1970; Schulin, 1982). Переконливим доказом знову може слугувати лиска, таз якої видовжено (в порівнянні з іншими пастушками) постацетабулярно, хоча вказане видовження в данному випадку реалізовано за рахунок збільшення довжини дорсолатеральних відростків, а не крижа (як у інших розглянутих пірнаючих) (рис. 1, 2), що свідчить про вторинність спеціалізації. Таким чином, паралельне

формування вказаної ознаки можна вважати обов'язковим наслідком адаптації до водного способу життя (плавання, пірнання), навіть на тлі іншої (у пастушків здебільшого наземної) адаптації.

Щодо будови проксимального кінця стегна, вказано спільність її особливостей для гесперорнісів, гагар і поганок (Cracraft, 1982), які стосуються, зокрема, розвитку трохантера в антеропостеріальному напрямку. Проте на функціональну характеристику рухів у кульшовому суглобі, скоріше, впливає розмір трохантера в медіолатеральному напрямку. Саме від цього розміру залежить плече дії прикріплених на латеральній поверхні трохантера пронаторів стегна — mm. iliotrochanterici. Найбільш розвинений (латерально опуклий) трохантер стегна у *Hesperornis* (рис. 3). Крім того, таз останнього відрізняється перевагою в розвитку вертикально орієнтованого компонента порівняно сильно розвиненої преацетабулярної частини клубової кістки (рис. 1). Це свідчить про сильний розвиток найбільшого з групи m. iliotrochantericus caudalis, волокна якого починаються більш медіально (ближче до повздовжної осі таза) у порівнянні з гагарами і поганками, що також підвищує його пронаторну ефективність. Пронація відведеного стегна зумовлює рух дистального кінця гомілки і цівки в цілому латерально від тіла і догори, тобто до положення кінцівки характерного для пірнання у спеціалізованих нирців (Raikow, 1970; Курочкин, 1971 та ін.). Додатковою умовою досягнення вказаного положення кінцівки у гесперорніса є порівняно великий кут відходження головки стегна від осі кістки (рис. 3). У гагар та поганок подібне положення кінцівок досягається, судячи з будови скелета, дещо по-іншому. Зокрема, у вказаних представників acetabulum орієнтовано дорсально значно більше, ніж у гесперорніса (рис. 1), що зумовлює відведене положення стегна. Тобто, один і той же ефект реалізовано різними шляхами.

Ще одною спільною для гесперорнісів, гагар і поганок та унікальною для птахів (за Дж. Кракрафтом) ознакою вважають форму і ступінь розвитку кнеміальних гребенів гомілки, а саме сильно видовжений проксимально краніальний кнеміальний гребінь (рис. 4). Не розглядаючи детально вказані автором (Cracraft, 1982) нюанси його будови, зазначимо, що ця ознака не може бути визначена як спільна для вказаних таксонів синапоморфія, оскільки гребінь має різне походження. Так, у гесперорнісів він є дериватом тільки колінної чашечки, у гагар — тібіотарзуса, у поганок — і тібіотарзуса, і збільшеної колінної чашечки (Storer, 1960).

Таким чином, вказане значне проксимальне збільшення (в порівнянні з іншими птахами) краніального кнеміального гребеня у згаданих групах відбувалося паралельно, маючи для водоплавних в цілому досить певне функціональне значення (Raikow, 1970; Курочкин, 1971).

Про форму цівки гесперорнісів можна судити з фотографій, наведених, наприклад, в роботі Л. А. Несова й А. А. Яркова (1993). Ця кістка дійсно сплощена латеромедіально, на що вказує і Дж. Кракрафт, хоча тут рисунок наведено лише в одній проекції (Cracraft, 1982: рис. 8). Як і попередня, ця ознака детермінована цілком функціонально (механічно). Відомо, що при плаванні локомоторні рухи відбуваються переважно за рахунок дистальних відділів кінцівки, які переборюють опір води, тим менший, чим більше сплощена кістка (в даному випадку цівка і пальці). Саме

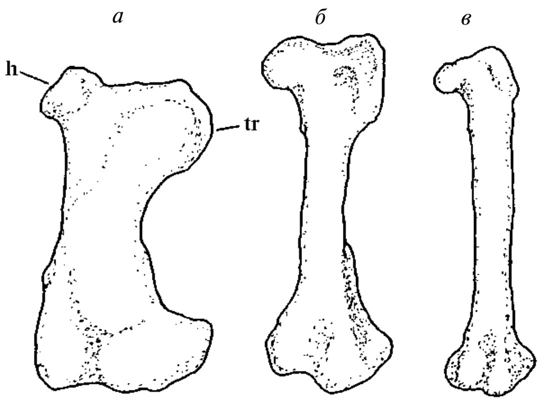


Рис. 3. Стегнова кістка: *а* — *Hesperornis* (h — головка; tr — трохантер); *б* — *Gavia*; *в* — *Podilymbus* (по Cracraft, 1982).

Fig. 3. Femur: *а* — *Hesperornis* (h — head (caput femoris); tr — trochanter); *б* — *Gavia*; *в* — *Podilymbus* (after Cracraft, 1982).

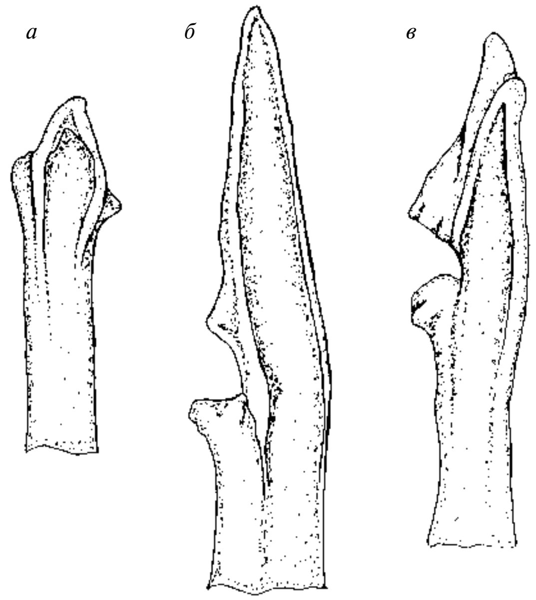


Рис. 4. Краніальний кнеміальний гребінь гомілки: *а* — *Hesperornis*; *б* — *Gavia*; *в* — *Podilymbus* (по Cracraft, 1982).

Fig. 4. Crista cnemialis cranialis: *а* — *Hesperornis*; *б* — *Gavia*; *в* — *Podilymbus* (after Cracraft, 1982).

тому ця ознака характерна для всіх водоплавних (Miller, 1937; Raikow, 1970; Курочкин, 1971).

Нарешті, нам здається досить істотною така ознака, як особливості будови метатарзофалангових суглобів. У гесперорнісів та поганок вони визначають можливість ротації фаланг відносно осі пальців, що є свідоцтвом наявності не суцільної, а розрізної перетинки на кожному з них (Storer, 1960; Несов, Ярков, 1993). Подібні структури характерні і для єдиного, справді водоплавного представника сучасних пастушків (журавлеподібні) — лиски. Необхідність збереження відносної «самостійності» пальців у даному випадку можна пояснити використанням кінцівки і для плавання, і для наземної локомоції. Але нерівномірна (асиметрична) розрізна перетинка має певні переваги і для пірнання, що робить її більш досконалою у порівнянні з суцільною перетинкою більшості водоплавних (Курочкин, 1967, 1971). У гесперорнісів, на відміну від лиски, треба визнати саме підводну локомоторну досконалість вказаної перетинки. Досягнення такої досконалості цілком пояснюється, враховуючи існування групи протягом біля 80 млн років (Kurochkin, 1998).

Приблизно такий же період відділяє зубатих птахів (зокрема гесперорнісів) від протоавіса (Kurochkin, 1998), що на сьогодні вважається найбільш древнім предком справжніх птахів (Ornithurae) (Chatterjee, 1991; Курочкин, 1993). Якщо врахувати, що це більш як половина всього часу відомої історії птахів, стає зрозумілим глибина морфологічних перебудов від останнього до перших. У межах таза (крім формування його специфічної форми) найбільш істотною для гесперорнісів особливістю є незрощення кісток постацетабулярного відділу (рис. 1, 2). Вторинність цієї ознаки підтверджується її наявністю (різного ступеня виразності) в інших водоплавних — неогнат. Незрощені ischium та pubis у гагар та пінгвінів (Штефан, 1980); у більшості водоплавних вказані кістки зрощені на невеликій відстані в найбільш каудальному відділі (рис. 1, 2). Очевидно, таке «послаблення» таза кореляційно пов'язане з відносно слабким розвитком відповідної мускулатури у птахів цієї екологічної групи. На можливість повернення в дефінітивному стані ознак, втрачених дорослими предками, але збережених в ембріогенезі, одним з перших вказав П. П. Сушкін на прикладі пінгвінів, які мають не повністю зрощений тарзометатарзус (Сушкин, 1915).

Таким чином, деякі особливості порівнюваних структур скелета гесперорнісів, гагар і поганок (форма постацетабулярного відділу таза, форма преацетабулярного відділу клубової кістки, походження видовженого краніального кнеміального гребеня гомілки і деякі інші) відображають досить самостійні шляхи до загальної подібності, що є свідоцтвом їх паралельного розвитку (Курочкин, 1993). Такий паралелізм у розумінні Л. П. Татарінова (1987) передбачає, що специфічні перебудови визначаються в значній мірі успадкованими особливостями організму і зустрічаються майже виключно в гомологічних органах. Тобто гесперорнітіди, гагари і поганки, скоріше за все, не є єдиною природною групою, як це аргу-

ментується кладистично (Cracraft, 1982), а маючи одного спільного предка, є двома філогенетичними гілками, з яких гесперорніси — бокова, крайньо спеціалізована, що узгоджується з висновком Г. Говард (Howard, 1950).

Дементьев Г. П. Класс Aves // Рождественский А. К., Татаринов Л. П. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. — М. : Наука, 1964. — С. 660–697.
Курочкин Е. Н. Гидродинамические особенности разрезной перепонки поганки // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Сер. биол. — 1967. — **72**, вып. 3. — С. 128–129.
Курочкин Е. Н. Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц // Итоги науки. Зоология позвоночных 1969. — М. : ВИНИТИ, 1971. — С. 94–135.
Курочкин Е. Н. Основные этапы эволюции класса птиц : Дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1993. — 64 с.
Несов Л. А., Приземлин Б. В. Крупные эволюционно продвинутые птицы отряда Гесперорнисообразных позднего сенона Тургайского пролива: первые находки группы в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1991. — **239**. — С. 85–107.
Несов Л. А., Ярков А. А. Гесперорнисы в России // Рус. орнитол. журн. — 1993. — **2**. — С. 37–54.
Рождественский А. К. Подкласс Archosauria // Рождественский А. К., Татаринов Л. П. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. — М. : Наука, 1964. — С. 493–497.
Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции? // Общие вопросы эволюции. Сер. Новые идеи в биологии. — 1915. — Вып. 8. — С. 1–39.
Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. — М. : Наука, 1987. — 250 с.
Штефан Б. Осевой скелет пингвинов // Орнитология. — 1980. — Вып. 15. — С. 146–158.
Alexander R. McN. Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds // J. Zool. — 1983. — **200**, N 2. — P. 215–231.
Brodcorb P. Origin and evolution of birds // Farner D. S., King J. R. Avian biology. — New York : Acad. Press, 1971. — Vol. 1. — P. 19–55.
Chatterjee S. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Phil. Trans. R. Soc. Zon. Biol. Sci. (London). — 1991. — **332**, N 1256. — P. 277–346.
Coombs W. P. Jr. Theoretical aspects of cursorial adaptation in dinosaurs // Quart. Rev. of Biol. — 1978. — **53**. — P. 393–418.
Cracraft J. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds // Syst. Zool. — 1982. — **31**. — P. 35–56.
Furbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vogel. — Amsterdam ; Jena, 1888. — Bd. 1/2. — 1751 s.
Houde P. Histological evidence for the systematic position of Hesperornis (Odontornithes: Hesperornithiformes) // Auk. — 1987. — **104**. — P. 125–129.
Howard H. Fossil evidence of avian Evolution // Ibis. — 1950. — **92**, N 1. — P. 1–21.
Huxley T. H. On the classifications of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of cranial bones observable in that class // Proc. Zool. Soc. London. — 1867. — P. 415–472.
Kurochkin E. N. A new synthesis in early avian evolution and phylogeny // Ostrich. — 1998. — **69**. — P. 206.
Leo S. Mechanic und anatomische Grundlegen der Fortbewegung bei Wasserrale (Rallus aquaticus), Teichhuhn (Gallinula chloropus) und Blasshuhn (Fulica atra) // J. Ornithol. — 1959. — **100**, N 1. — S. 3–24.
Marsh O. C. Odontornithes, a monograph of the extinct toothed birds of North America // Report of the U. S. Geol. Explor. Of the Forthies Parallel. — 1880. — **7**. — P. 1–201.
Martin L. D., Tate J. Jr. The sceleton of Baptornis advenus (Aves: Hesperornithiformes) // Smith. Contrib. Paleobiol. — 1976. — **27**. — P. 35–66.
Mayr E., Amadon D. A classification of recent birds // Amer. Mus. Nov. — 1951. — N 1496. — P. 1–42.
Miller A. H. Structural modification in the Hawaiian Goose (Nesochen sandvicensis). A study in adaptive evolution // Univ. California Publ. Zool. — 1937. — **42**. — P. 1–80.
Osborn H. F. Sceletal adaptations of Ornitolestes, Struthiomimus, Tyrannosaurs // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. — 1916. — **35**. — P. 733–771.
Raikow R. J. Evolution of diving adaptations in stifftail ducks // Univ. Calif. Publ. Zool. — 1970. — **94**. — P. 1–52.
Romer A. S. The osteology of the Reptilia. — Chicago : Univ. Chicago Press, 1956. — 772 p.
Schulin R. Zur adaptiven Bedeutung der “mechanischen Vorteils” der M. Gastrocnemius bei Anatiden // Rev. suisse zool. — 1982. — **89**, N 4. — S. 829–836.
Shufeldt R. W. On the classification of certain groups of birds // Amer. Nat. — 1903. — **37**. — P. 33–64.
Stolpe M. Physiologisch — anatomische Untersuchungen uber die hintere Extremitat der Vogel // J. Ornithol. — 1932. — **80**. — S. 161–247.
Stolpe M. Colymbus, Hesperornis, Podiceps: ein Vergleigh ihrer hinteren Extremitat // Ornithol. Abt. Zool. Mus. (Berlin). — 1935. — **83**. — S. 115–128.
Storer R. W. Adaptive radiation in birds // Marshal A. J. Biology and comparative physiology of birds. — New York : Acad. Press, 1960. — Vol. 1. — P. 15–55.